

Article

« L'évolution des soins paternels chez les primates et les hominidés »

Patrick Mehlman

Anthropologie et Sociétés, vol. 12, n° 3, 1988, p. 131-149.

Pour citer cet article, utiliser l'information suivante :

URI: <http://id.erudit.org/iderudit/015042ar>

DOI: 10.7202/015042ar

Note : les règles d'écriture des références bibliographiques peuvent varier selon les différents domaines du savoir.

Ce document est protégé par la loi sur le droit d'auteur. L'utilisation des services d'Érudit (y compris la reproduction) est assujettie à sa politique d'utilisation que vous pouvez consulter à l'URI <https://apropos.erudit.org/fr/usagers/politique-dutilisation/>

Érudit est un consortium interuniversitaire sans but lucratif composé de l'Université de Montréal, l'Université Laval et l'Université du Québec à Montréal. Il a pour mission la promotion et la valorisation de la recherche. Érudit offre des services d'édition numérique de documents scientifiques depuis 1998.

Pour communiquer avec les responsables d'Érudit : info@erudit.org

L'ÉVOLUTION DES SOINS PATERNELS CHEZ LES PRIMATES ET LES HOMINIDÉS



Patrick Mehlman

Le développement rapide de la primatologie et de la sociobiologie au cours de la dernière décennie a alimenté une nouvelle génération de scénarios de l'homínisation¹. Ceux-ci proposent des explications de l'évolution de divers aspects *comportementaux* propres à *Homo sapiens*, dont la formation de groupes constitués de sous-unités monogames ou polygynes, l'ovulation dissimulée, la perte de l'oestrus, la réceptivité sexuelle continue des femelles et les soins paternels. Dans cet article, nous nous penchons en particulier sur l'évolution des soins paternels c'est-à-dire sur l'origine de l'unité familiale humaine. Après avoir présenté un bref survol de ces soins *paternels* chez les primates non humains, nous soumettons à un examen critique quelques scénarios de l'homínisation qui intègrent explicitement cette catégorie d'activité à leur cadre explicatif. Ce point de vue comparatif permettra d'une part de préciser la place qu'occupe l'homme contemporain dans l'éventail des soins paternels chez les primates et, d'autre part, d'évaluer la plausibilité des scénarios récents.

◇ Les soins paternels chez les primates non humains

Chez les mammifères nous pouvons définir les soins paternels comme *toute dépense d'énergie, de temps ou de ressources encourue par un mâle adulte permettant d'augmenter les chances de survie et la fécondité de sa progéniture*. Comme le suggèrent Kleiman et Malcolm (1981) pour les mammifères, les soins paternels peuvent être *directs*, lorsqu'ils sont prodigués aux enfants eux-mêmes, ou *indirects* lorsque les enfants profitent des interactions entre le mâle et leur mère (Tableau 1). Whitten (1987) a proposé une classification heuristique des interactions directes entre mâles et enfants chez les primates. Elle divise celles-ci en quatre catégories selon leur contenu, leur intensité et leur fréquence (Tableau 2).

Nous ne considérons ici que les espèces où les mâles manifestent l'un des deux types les plus poussés de soins paternels directs : les soins intensifs et les soins affiliatifs. Seuls

¹ Je remercie Bernard Chapais et Daniel Pérusse pour les lectures critiques de ce manuscrit et leur aide pour la traduction, ainsi que Jean Thibault pour plusieurs discussions pertinentes.

TABLEAU 1
Types de soins paternels chez les primates

<i>Soins directs (prodigués aux enfants)</i>	<i>Soins indirects</i>
1. Touchers et caresses	1. Défense de ressources (territorialité)
2. Toilettage	2. Approvisionnement des femelles
3. Transport	3. Construction d'abris
4. Jeu et interactions sociales	4. Surveillance et défense contre les prédateurs
5. Supervision	
6. Défense active	
7. Co-alimentation et partage de nourriture	

Basé sur Kleiman et Malcolm (1981)

12,4% des quelque 113 espèces de simiens (primates de l'Ancien et du Nouveau Monde, par opposition aux prosimiens) présentent ces deux formes d'interactions entre mâles et enfants (Tableau 2). Par conséquent, l'investissement en soins paternels chez les primates, comme d'ailleurs chez l'ensemble des mammifères (Kleiman et Malcolm 1981), est exceptionnel. Comment expliquer ce fait ? Une première réponse d'ordre général se situe dans la différence fondamentale qui existe entre les stratégies reproductives des deux sexes (Williams 1966, Trivers 1971, voir aussi les revues critiques de Daly et Wilson 1983, et de Kurland et Gaulin 1984). Chez tous les mammifères le succès reproductif (nombre d'enfants survivants) des femelles est limité par leur nombre réduit d'ovules. Le fait que la fécondation est interne et les périodes de gestation et d'allaitement prolongées. Le succès reproductif des mâles est en comparaison beaucoup moins limité, chaque conception ne requérant en effet qu'une petite quantité de sperme qui se renouvelle rapidement. Immédiatement après la conception, le mâle peut donc quitter la femelle et chercher à copuler avec d'autres partenaires. En somme, chez les mammifères, la stratégie reproductive des femelles consiste surtout en un investissement de type parental, alors que celle des mâles se caractérise surtout par un effort copulatoire².

Examinons maintenant l'existence des soins paternels chez les primates. On distingue cinq types de systèmes de reproduction chez ces espèces, selon le nombre potentiel de partenaires sexuels mâles et femelles qui prévaut au sein d'un groupe : les systèmes multi-mâles/multi-femelles, unimâles/multi-femelles, monogames, monogames/polyandres et solitaires (Tableau 3).

◇ Groupes multimâles et unimâles / multi-femelles

Ces deux types de système reproductif rendent compte de 74,2% des espèces de simiens (Tableau 3) mais seules 4,9% de celles-ci présentent des interactions mâle-enfant de type affiliatif ou intensif. Comment expliquer une telle rareté de soins paternels ? Chez les espèces formant des groupes multimâles, les mâles sont en compétition reproductive avec d'autres mâles résidants. On peut se demander pourquoi ils ne combinent pas une stratégie de copulation multiple avec une stratégie de soins paternels. Pour ce faire, un mâle devrait toutefois pouvoir s'assurer de sa paternité, afin d'éviter de s'occuper d'enfants qui ne sont pas les siens. Il lui faudrait donc empêcher les autres mâles de copuler avec ses partenaires sexuelles et ce, jusqu'à l'apparition des premiers signes de gestation chez celles-ci. Le temps qu'il passerait à effectuer cette surveillance limiterait sensiblement sa compétitivité copulatoire et réduirait d'autant son succès reproductif, comparativement à celui des mâles pratiquant la seule stratégie d'accouplement multiple (Trivers 1972, Maynard Smith 1977).

Les arguments théoriques que nous venons d'invoquer rendent improbable le développement des soins paternels au sein des groupes où l'on retrouve plusieurs mâles. Il existe cependant des formes d'interaction positive entre mâles et enfants chez trois espèces appartenant à cette catégorie. La première espèce est le macaque de Barbarie (*Macaca sylvanus*), chez qui chaque mâle adulte manifeste toutes les formes de soins directs (voir Tableau 1) à l'exception du partage direct de la nourriture. Ces comportements commencent dès les premiers jours de la vie de l'enfant et continuent avec une

² Le *potentiel* reproductif des mâles est dès lors beaucoup plus élevé que celui des femelles. Chez l'espèce humaine, une illustration extrême de cette tendance nous est fournie par l'empereur chérifien du Maroc, Moulay Ismail, qui serait le père de 888 enfants (rapporté dans Daly et Wilson 1983). Les femmes engendrent rarement plus d'une vingtaine d'enfants durant leur vie.

TABLEAU 2

**Les quatre catégories d'interactions positives directes
entre mâles et enfants chez les primates**

		Taille moyenne des groupes	Système de reproduction
Soins intensifs			
Tamarins et marmousets	<i>Callithrix jacchus</i>	2-12	Monogamie-polyandrie facultative
	<i>Cebuella pygmaea</i>	2-10	Monogamie-polyandrie facultative
	<i>Saguinus fuscicollis</i>	3-13	Monogamie-polyandrie facultative
	<i>Saguinus oedipus</i>	2-8	Monogamie-polyandrie facultative
	<i>Leontopithecus rosalia</i>	6-9	Monogamie-polyandrie facultative
	<i>Callimico goeldi</i>	3,5	Monogamie-polyandrie facultative
Singe hibou	<i>Aotus trivirgatus</i>	3,9	Monogamie
Singe titi	<i>Callicebus torquatus</i>	3,1	Monogamie
	<i>Callicebus moloch</i>		
Siamang	<i>Hylobates syndactylus</i>	4	Monogamie
Magot	<i>Macaca sylvanus</i>	26	Multifemelle-multimâle
Soins affiliatifs			
Singe hurleur	<i>Alouatta pigra</i>	4,4	Monogamie
Macaque brun	<i>Macaca arctoides</i>	< 25	Multifemelle-multimâle
Gorille	<i>Gorilla gorilla</i>	5-9	Unimâle
Homme	<i>Homo sapiens</i>		Voir texte
Babouin	<i>Papio</i>	56	Multifemelle-multimâle
Soins occasionnels			
Macaques	<i>Macaca fuscata</i>	29	Multifemelle-multimâle
	<i>Macaca radiata</i>	29	Multifemelle-multimâle
	<i>Macaca mulatta</i>	45	Multifemelle-multimâle
Chimpanzé	<i>Pan troglodytes</i>	20-120	Multifemelle-multimâle
Singe hurleur	<i>Alouatta seniculus</i>	6,5	Unimâle
Tolérance			
Tamarin	<i>Saguinus nigricollis</i>	2-10	Monogamie
Macaques	<i>Macaca fascicularis</i>	25	Multifemelle-multimâle
	<i>Macaca nemestrina</i>	22	Multifemelle-multimâle
Langur	<i>Presbytis entellus</i>	15-50	Unimâle; multimâle
Gibbons	<i>Hylobates</i>	4	Monogamie
Cercopithèque	<i>Cercopithecus diana</i>	14-40	Unimâle

À l'intérieur de chaque catégorie, les mâles sont classés dans l'ordre décroissant de la quantité de soins paternels qu'ils prodiguent. *Soins intensifs* : tous les mâles passent une partie importante de leur temps à interagir avec au moins un enfant, et tous les enfants reçoivent des soins. *Soins affiliatifs* : la plupart des mâles interagissent avec au moins un enfant et le font moins souvent que dans la catégorie précédente. *Soins occasionnels* : quelques mâles interagissent de façon sporadique avec quelques enfants. *Tolérance* : les mâles tolèrent la proximité des enfants, mais n'interagissent pas avec eux.

Basé sur le Tableau 29-1 de Whitten (1987).

TABLEAU 3
Systèmes de reproduction et soins paternels chez les primates (113 espèces du sous-ordre des simiens)

<i>Systèmes de reproduction</i>	<i>Composition</i>	<i>Espèces (exemples)</i>	<i>Système de reproduction</i>	<i>Fréquences Soins paternels</i>
Multimale-multifemelle	Plus d'un mâle et d'une femelle adultes Tout individu a la possibilité de copuler avec plus d'un partenaire sexuel.	Chimpanzés (<i>Pan</i>) Macaques (<i>Macaca</i>) Babouins (<i>Papio</i>) Quelques langurs (ex.: <i>Presbytis entellus</i>)	37 (36,6%)	1 2 (8,1%)
Unimale-multifemelle	Plus d'une femelle adulte et un seul mâle adulte.	Gorille (<i>Gorilla</i>) Quelques singes hurleurs Plusieurs cercopithèques de forêt	44 (37,6%)	0 1 (2,3%)
Solitaire	Groupes composés d'une femelle avec sa progéniture, chacun occupant une petite aire vitale. Les mâles occupent une aire vitale englobant celle des femelles, ils sont solitaires sauf quand ils rejoignent les femelles lors de leurs périodes d'œstrus.	Orang-outangs (<i>Pongo</i>) (Toutes les autres espèces sont des prosimiens)	1 (0,8%)	0 0 (0,0%)
Monogamie	Une femelle et un mâle adultes.	Gibbons (<i>Hyllobates</i>) Singe titi (<i>Callicebus</i>) Singe hibou (<i>Aotus</i>)	15 (12,8%)	4 0 (26,7%)
Monogamie-polyandrie facultative	Comme les groupes monogames, mais un second mâle adulte peut faire partie du groupe. Les deux mâles ont accès à la même femelle.	La majorité des tamarins et marmousets (<i>Saguinus, Cebue/la</i>)	16 (13,7%)	6-15 1 (38-94%)

Les pourcentages dans la colonne des systèmes de reproduction sont calculés par rapport au nombre d'espèces de simiens (113). Le premier chiffre dans la colonne des soins paternels se rapporte aux soins de type intensif (définition dans le Tableau 2), le deuxième aux soins de type affiliatif, et le troisième est le pourcentage de ces deux types de soins paternels par rapport à la fréquence du système de reproduction correspondant.

intensité décroissante pendant la première et même parfois la deuxième année de vie (Deag 1974, Taub 1978, Mehlman 1986). Les mâles prodiguent, dans la majorité des cas, des soins à des enfants qui ne sont pas les leurs (Kuester et Paul 1986). Un tel comportement n'augmente donc pas leur aptitude darwinienne globale. Une hypothèse, celle du « bouclier agonistique », a été proposée pour expliquer ce phénomène. Selon cette hypothèse, le mâle porte un enfant dans le but d'approcher des mâles dominants et éviter d'être agressé par ces derniers (Deag 1974, Kuester et Paul 1986, mais voir Taub 1980). Une hypothèse concurrente (Mehlman, en préparation) suggère plutôt que les femelles manipulent le comportement paternel des mâles en ne copulant qu'avec ceux qui prodiguent des soins à leurs enfants.

On retrouve également des interactions positives mâles-enfants chez deux autres espèces, le macaque brun (*Macaca arctoides*) et le babouin (*Papio cynocephalus*) (Tableau 2). Ici encore, les mâles ne semblent pas s'occuper préférentiellement de leurs propres enfants. Ils prodiguent généralement des soins aux enfants des femelles avec qui ils sont en association affiliative à long terme. Il se pourrait dans ce cas que le principe du bouclier agonistique mentionné plus haut entre aussi en jeu (Strum 1984, Smuts 1985, Smith et Pfeffer-Smith 1984).

En ce qui a trait aux systèmes de reproduction unimâles, rien ne semble à première vue faire obstacle à l'existence des soins paternels. Les conditions apparaissent au contraire s'y prêter puisque la certitude de paternité y est élevée, chaque mâle résidant étant le seul individu reproducteur de son groupe. En dépit de cela, on n'observe ce phénomène que chez une seule espèce le gorille, parmi 44 espèces de simiens formant des groupes unimâles. Une explication possible de cette rareté est que ces groupes résultent en fait d'une vigoureuse compétition reproductive entre mâles. En effet, chez la majorité de ces espèces les mâles « célibataires » n'attendent que l'occasion d'envahir un groupe reproducteur et d'en expulser le mâle résidant (voir par exemple Cords 1987). Le séjour d'un mâle dans un tel groupe peut donc être en fait relativement court, de sorte que les mâles auraient avantage à s'occuper de défendre les femelles et le territoire, plutôt qu'à prodiguer des soins paternels.

◇ Groupes monogames

Chez quatre espèces de la famille Aotinae du Nouveau Monde (singe titi et singe hibou, Tableau 2), les soins paternels sont directs et de type intensif. Les mâles commencent dès la naissance à s'occuper de l'enfant, à le toiletter, le porter, le protéger et, chez certaines espèces, à partager leur nourriture avec lui. La proportion de temps que passe un mâle auprès des enfants varie considérablement d'une espèce à l'autre, d'un mâle à l'autre et d'une année à l'autre. Certains mâles peuvent passer jusqu'à 90% de leur temps diurne à porter les enfants, ne les retournant à leur mère que pour la tétée (Hershkovitz 1977, Redican 1976, Whitten 1987). Chez ces quatre espèces, un seul mâle adulte se reproduit avec une seule femelle (monogamie stricte), les autres membres du groupe étant sexuellement immatures. Le comportement territorial de ces espèces (incluant l'expulsion de tout conspécifique) laisse supposer que les mâles prennent soin d'enfants qui sont effectivement les leurs (Wright 1984, Kinsey 1987).

Environ 13% des espèces de simiens forment des groupes monogames. Il est possible d'interpréter ce système de reproduction comme étant le résultat évolutif d'une adaptation à un mode particulier d'alimentation (Van Schaik et Van Hoof 1983, Rutberg 1983, Leighton 1987). Les gibbons, par exemple, exploitent de petites concentrations

de fruits qui sont éloignées les unes des autres, ce qui semble empêcher les femelles de se lier entre elles pour former des groupes plus importants. Par conséquent, les mâles ne peuvent monopoliser plus d'une femelle à la fois, et ils participent ensuite à la défense territoriale. Ainsi, dans des conditions écologiques plutôt exceptionnelles, les mâles se trouveraient « libérés » de la stratégie d'accouplement multiple, et jouiraient par ailleurs d'une plus grande certitude de paternité. Bien que de telles conditions semblent propices à l'évolution de soins paternels, ces derniers ne sont cependant pas répandus chez toutes les espèces monogames (Tableaux 2 et 3). On ne les observe par exemple, que chez une seule des six espèces de gibbons monogames, le siamang (Wolfheim 1983, Whittenberger et Tilson 1980).

◇ Groupes monogames/polyandres

Les soins paternels sont très développés chez au moins six espèces de la famille des callithricidés (les marmousets et les tamarins (Whitten 1987, Kinzey 1987, Goldizen 1987)). Il semble que ces espèces forment des groupes monogames, ou des groupes polyandres (une femelle adulte avec deux mâles adultes) ou encore des groupes constitués de sous-unités monogames (Moynihan 1976, Sussman et Kinzey 1984, Terborgh et Goldizen 1985, Goldizen 1987).

Dans certaines populations, plus de 60% des groupes sont polyandres (Terborgh et Goldizen 1985, Goldizen 1987). La caractéristique la plus inusitée de ces groupes est que les *deux* mâles prodiguent des soins aux enfants. De plus, ces espèces se caractérisent par le fait que 80% des portées sont constituées de jumeaux (Sussman et Kinzey 1984). Ce fait soulève des problèmes théoriques intéressants. Dans les groupes polyandres, les deux mâles s'accouplent apparemment avec la même femelle, et peuvent donc se retrouver s'occupant d'enfants qui ne sont pas les leurs. Il se peut cependant qu'au sein de ces unions polyandres, les deux mâles soient en fait des frères. Dans ce cas, tout investissement paternel par un mâle augmenterait son aptitude darwinienne globale et serait donc adaptatif. Cette proposition n'a cependant pas été vérifiée. D'autre part, Terborgh et Goldizen (1985) ont prétendu que les coûts élevés en énergie que représente le transport de jumeaux – au moment du sevrage, les jumeaux comptent pour 50% du poids de leur mère – font en sorte que la participation d'un deuxième mâle aux soins paternels est nécessaire. Les deux mâles y trouveraient donc leur compte puisqu'au cours de leur carrière reproductive, ils seraient en mesure d'élever un plus grand nombre d'enfants.

Nous pouvons dégager de ce bref survol des soins paternels chez les primates non humains quatre éléments :

1. Au sein de groupes multimâles et unimâles, la compétition reproductive est forte et les mâles maximisent leur reproduction au moyen d'une stratégie d'accouplement multiple plutôt que par l'octroi de soins paternels.
2. Les soins paternels de types intensif et affiliatif se limitent aux espèces monogames et monogames/polyandres défendant de petits territoires. Ces systèmes de reproduction sont apparemment le résultat de conditions écologiques peu communes (de petites concentrations de nourriture inégalement distribuées).
3. Bien que la monogamie semble constituer une situation idéale pour l'évolution des soins paternels (probabilité de paternité élevée, faible effort copulatoire), elle n'y mène pas nécessairement.

4. Le cas des callithricidés suggère que dans certaines conditions, un ensemble de taxons apparentés et prédisposés aux soins paternels par leur système de reproduction peuvent partager une nouveauté évolutive (exemple : la gemellité) qui favoriserait à son tour l'intensification des soins paternels.

◇ Les soins paternels chez *Homo sapiens*

En termes de fréquences d'interaction, l'homme se situe au niveau des espèces où les soins paternels sont de type affiliatif (Tableau 2), loin derrière les espèces où ils sont intensifs (Whitten 1987). Whitten fonde ses conclusions sur l'examen de 80 sociétés humaines fait par West et Konner (1976). Ces auteurs rapportent que dans 20% des sociétés, les pères ne sont que rarement ou jamais avec leurs enfants. Même dans les sociétés où l'on trouve le plus haut taux de soins paternels, comme chez les !Kung San, les pères ne sont à l'origine que de 6% des soins parentaux et ne passent qu'environ 14% de leur temps en interaction avec leurs enfants. On observe la même tendance dans les sociétés occidentales contemporaines (Lamb *et al.* 1985).

L'homme se distingue nettement des autres mâles primates par l'aspect *indirect* de ses soins paternels. En effet, ces derniers prennent la forme d'un approvisionnement en ressources alimentaires ultimement cédées à la (ou les) partenaires sexuels et à la progéniture. Les soins paternels sont en outre intimement liés au besoin accru en soins parentaux qui caractérise notre espèce. Par exemple, chez tous les primates à l'exception des callithricidés, les mères n'ont à s'occuper que d'un seul enfant à la fois. En comparaison, le prolongement des phases juvénile et adolescente ainsi que l'importance du partage alimentaire chez l'être humain oblige fréquemment les mères à supporter deux ou trois enfants à la fois. C'est probablement la contribution indirecte des mâles à l'entretien des enfants qui permet à la femme de supporter une telle charge (Lancaster et Lancaster 1987).

L'homme moderne possède également un système de reproduction unique parmi les primates³. Les groupes sont multimâles/multifemelles mais composés de sous-unités monogames ou polygynes. La majorité des ethnographies portent à croire que lorsque les conditions écologiques le permettent, l'homme adopte la polygynie, les mâles les plus puissants pouvant acquérir plus d'une femme (Ford et Beach 1952, Van den Berghe 1979; Symons 1979, Flinn et Low 1986). Chez les chasseurs-cueilleurs monogames, donc, la monogamie exprimerait la rareté des ressources disponibles et refléterait des conditions écologiques contemporaines et marginales (Alexander *et al.* 1979, Flinn et Low 1986). Au cours de la préhistoire, les chasseurs-cueilleurs avaient probablement accès à des réserves alimentaires beaucoup plus riches, et la polygynie devait être plus fréquente (exemple : les aborigènes d'Australie : Flinn et Low 1986). Certains aspects morphologiques de l'homme moderne (exemple : la taille des testicules, un dimorphisme sexuel de la taille corporelle atteignant 20%) suggèrent aussi l'existence d'un passé non pas de monogamie mais de polygynie ou de monogamie sérielle (Short 1981). De plus, dans plusieurs sociétés humaines monogames la plupart des individus copulent avec plus d'un partenaire (voir la revue critique de Symons (1979); voir aussi Smith (1984) pour les taux de paternité illégitime dans les sociétés humaines).

³ Nous supposons que les sociétés contemporaines de chasseurs-cueilleurs sont les plus représentatives du type d'organisation sociale qui a caractérisé la dernière tranche de la préhistoire humaine. C'est dans un tel contexte que la sélection naturelle et la sélection sexuelle auraient moulé la morphologie et le comportement humain.

En somme, l'homme semble avoir opté pour une stratégie « mixte », prodiguant des soins paternels indirects et consacrant une part de son énergie à l'accouplement multiple.

▣ Les scénarios de l'évolution des soins paternels chez les hominidés

Nous passons maintenant en revue de façon sommaire quelques scénarios de l'homénisation qui s'intéressent particulièrement à l'évolution des soins paternels⁴.

○ *Le scénario de Alexander et Noonan.* Selon ces auteurs (1979), les hominidés auraient d'abord traversé une phase de promiscuité au sein de groupes multimâles/multifemelles. Les données sur les primates montrent qu'au sein de tels groupes, l'ovulation se manifeste par des signes comportementaux (œstrus) et physiologiques visibles, ce qui permet aux mâles de synchroniser leur copulation avec le moment de l'ovulation. Selon le scénario qui nous occupe, les femelles auraient éprouvé un besoin croissant de soins paternels, et ceci les aurait poussées à développer une stratégie d'accouplement visant à inciter les mâles à prodiguer des soins à leur progéniture. Sous l'effet de la sélection naturelle, les femelles auraient graduellement perdu les manifestations morphologiques et comportementales de leur ovulation (œstrus) et développé une réceptivité sexuelle continue de sorte que l'ovulation serait devenue indétectable (ovulation dissimulée). Les mâles auraient à leur tour évolué de façon à prolonger leurs associations sexuelles avec les femelles réceptives afin de s'assurer de leur paternité. Leur effort reproductif serait donc passé de l'accouplement multiple à un autre caractérisé par l'octroi de soins parentaux.

○ *Le scénario de Strassmann.* Strassmann (1980) endosse le scénario de Alexander et Noonan (1979) à l'exception d'un élément. Cet auteur souligne l'importance de distinguer les stratégies reproductives des mâles dominants de celles des subordonnés. En vertu de leur accès supposément illimité à toutes les femelles les mâles dominants n'obtiendraient aucun avantage à abandonner la stratégie de copulation multiple pour celle des soins parentaux. En effet, ils seraient alors contraints d'exercer une surveillance sur un grand nombre de femelles pendant de longues périodes de temps afin de garantir leur paternité. Les mâles subordonnés, quant à eux, sont de toute façon limités dans leur accès aux femelles : ils auraient pu augmenter leur succès reproductif en s'associant à une seule femelle et en s'occupant exclusivement de sa progéniture.

○ *Le scénario de Symons.* Symons (1979, voir également Parker 1987) propose un autre mécanisme qui aurait pu entraîner la perte de l'œstrus chez les hominidés. Les femelles auraient d'abord incité les mâles à leur fournir une part du produit de leur chasse en échange de faveurs sexuelles. Étant donné les avantages qu'elles en tiraient, les femelles auraient ensuite étendu la période de leur réceptivité sexuelle pendant toute la durée du cycle menstruel afin de s'assurer d'un plus grand nombre de pourvoyeurs. Ces derniers, ayant perdu la maîtrise de la conception et l'assurance de leur paternité, auraient alors eu tendance à surveiller de façon continue une ou plusieurs femelles. L'objectif d'une plus grande probabilité de paternité pour les mâles aurait ainsi ouvert la voie à l'évolution des soins paternels.

⁴ Pour d'autres scénarios qui ne portent pas spécifiquement sur les soins paternels, voir Tanner et Zihlman (1976), Burley (1979), Baer et McEachron (1982).

○ *Le scénario de Benshoof et Thornhill.* Les théories précédentes supposent que la perte de l'œstrus (ovulation dissimulée et réceptivité sexuelle continue) aurait constitué une condition nécessaire à l'évolution de la monogamie chez les hominidés. Benshoof et Thornhill (1979) sont en désaccord avec ce principe car, font-il remarquer, les signes extérieurs de l'œstrus s'expriment chez tous les primates monogames. Ils proposent plutôt qu'avec l'apparition d'*Homo erectus*, la chasse se serait développée et, avec elle, la coopération, l'intelligence et l'accroissement du volume cérébral. Ce dernier élément aurait entraîné une réduction de la période de gestation, afin de rendre possible le passage de la tête de l'enfant dans le canal utérin. Il en aurait alors résulté des enfants « prématurés » et plus vulnérables. Le fardeau des mères étant ainsi augmenté, les mâles auraient été poussés à prodiguer davantage de soins paternels, d'autant plus que les femelles maintenaient les signes extérieurs de l'ovulation (œstrus) et que la paternité était assurée. Pendant les périodes d'anœstrus, les mâles auraient été libres de quitter le groupe pour chasser, et approvisionner leur partenaire. C'est ainsi que la monogamie aurait été sélectionnée.

D'après ce scénario, la perte des signes extérieurs de l'ovulation serait apparue beaucoup plus tard et pour une toute autre raison que celle invoquée précédemment : les femelles auraient été sélectionnées de façon à dissimuler leurs périodes d'ovulation et être ainsi en mesure de tromper leur partenaire en copulant avec d'autres mâles ayant censément une aptitude darwinienne supérieure.

○ *Le scénario de Lovejoy.* Ce scénario (Lovejoy 1981; voir aussi Johanson et Edey 1981: 309-342) diffère peu de celui de Alexander et Noonan (1979) quant au rôle de l'ovulation dissimulée et de l'approvisionnement par le mâle dans l'évolution de la monogamie. Son originalité réside dans l'idée que cet approvisionnement masculin constituerait la force sélective responsable de l'évolution de la bipédie. Celle-ci aurait permis le transport de la nourriture destinée aux femelles et à leurs enfants⁵.

▣ Discussion des scénarios

◇ Le moment de l'apparition des soins paternels chez les hominidés

Seuls deux des scénarios cherchent à identifier le moment de l'apparition des soins paternels, ceux de Lovejoy (1981) et de Benshoof et Thornhill (1979). Lovejoy fait correspondre l'évolution des soins paternels avec l'origine de la bipédie, il y a au moins quatre millions d'années. La principale faiblesse de ce scénario (voir les critiques de Tooby et DeVore 1987, Kinzey 1987) a trait à la nature des aliments utilisés pour ravitailler les femelles. L'évolution de l'approvisionnement par les mâles aurait en effet nécessité un nouveau type de ressources alimentaires particulièrement riches en énergie. Or, il semble que *Australopithecus afarensis/affricanus* était surtout frugivore (Grine

⁵ Le catalyseur de ces changements aurait été la « transition démographique » provoquée par les changements climatiques du Miocène il y a cinq millions d'années. La plupart des grands singes du Miocène auraient été incapables de s'habituer à ces nouveaux environnements à cause de leur potentiel restreint de croissance démographique. Les hominidés, par contre, par le biais d'un accroissement de l'investissement parental mâle (approvisionnement et bipédie) auraient été en mesure d'augmenter les chances de survie de leur progéniture, et de réduire l'intervalle entre les naissances. Ceci aurait eu pour effet d'accélérer le taux de reproduction des hominidés et de conduire à leur rayonnement lors du Plio/Pleistocène.

1981). Comme la plupart des fruits se trouvent en petites concentrations, il apparaît peu probable que ce type de ressources ait pu constituer une pression sélective suffisante pour l'évolution de l'approvisionnement. Par ailleurs, selon ce même scénario, l'approvisionnement par le mâle aurait eu pour effet de prolonger la phase pré-adulte de l'ontogénèse humaine (maturation différée). Or les données paléontologiques contredisent cette idée. En effet, des analyses récentes ont montré que le schème de développement ontogénétique des australopithèques graciles et robustes et d'*Homo habilis* étaient identiques à ceux des grands singes (Bromage 1987).

Contrairement à Lovejoy, Benshoof et Thornhill proposent que l'approvisionnement par les mâles a coïncidé avec l'apparition du genre *Homo* il y a 1,6 million d'années, soit 2 millions d'années après l'apparition du premier australopithèque bipède. Ce scénario nous semble vraisemblable pour la raison suivante. L'idée que le gibier a occupé une importance croissante dans le régime alimentaire des hominidés et qu'il constitue une source d'énergie concentrée s'accorde aisément avec les données comportementales. Les carnivores sont les seuls mammifères chez qui le mâle pratique l'approvisionnement (Kleiman et Eisenberg 1973, Moehlman 1986). De plus, lorsqu'il y a partage de nourriture chez les primates, c'est principalement de viande fraîche qu'il s'agit (Teleki 1973, Strum 1981). Cette idée trouve aussi un appui dans les données paléontologiques. On ne possède en effet aucune preuve de consommation de viande avant *Homo erectus*; et *Homo habilis* est aujourd'hui considéré par plusieurs comme un charognard (Isaac et Crader 1981, Binford 1985, Shipman 1986, Blumenschine 1987; mais voir Parker 1987).

En résumé, il semble bien que l'approvisionnement par le mâle chez les hominidés n'ait pu commencer avant le stade d'*Homo habilis* vers 2,3 millions d'années, et qu'il ne se soit pas généralisé avant l'apparition de la chasse, avec *Homo erectus* il y a environ 1,6 million d'années.

◇ Les causes de l'apparition des soins paternels chez les hominidés

Nous pouvons résumer en trois éléments essentiels la dynamique causale de l'évolution des soins paternels que proposent ces scénarios.

- a) Ils postulent tous que la structure sociale initiale des hominidés était semblable à celle des chimpanzés (groupes multimâles/multifemelles).
- b) Ils ont en commun l'idée que les hominidés sont ensuite parvenus à une phase de monogamie. Tous les scénarios sont donc en accord avec l'hypothèse mentionnée plus haut selon laquelle l'origine des soins paternels est intimement liée à l'assurance de paternité, elle-même garantie par la monogamie.
- c) Deux chemins différents auraient pu mener à cette probabilité élevée de paternité : l'ovulation dissimulée et la réceptivité continue des femelles (Alexander et Noonan, Strassmann, Symons, Lovejoy); le maintien, au contraire, des signes extérieurs associés à l'œstrus (Benshoof et Thornhill).

Considérons ces deux derniers mécanismes. Selon le premier, les femelles auraient été sélectionnées de façon à dissimuler leur ovulation en perdant leur période bien définie d'œstrus et en devenant sexuellement réceptives tout au long du cycle menstruel. Une telle stratégie évolutive serait cependant instable (*sensu* Maynard Smith 1974) car les femelles qui auraient perdu leur œstrus auraient été sexuellement moins attractives et donc initialement défavorisées par rapport aux femelles qui conservaient leur œstrus et,

partant, leur attrait sexuel. En outre, selon ce scénario, toutes les femelles auraient été sujettes à développer en fait une stratégie de proceptivité continue, c'est-à-dire à rechercher activement les rapports sexuels. Cette stratégie ne mènerait donc pas nécessairement à la monogamie. Elle caractérise d'ailleurs les chimpanzés nains, qui ne sont pas monogames (Kano 1980, 1982; Badrian et Badrian 1984). Ce premier mécanisme semble donc douteux.

Benshoof et Thornhill suggèrent un autre mécanisme. Les femelles hominidées auraient présenté à l'origine des signes manifestes d'œstrus. Suite à l'accroissement de la taille du cerveau et à la réduction de la période de gestation, elles auraient donné naissance à des enfants plus vulnérables et dépendants. Par voie de conséquence, elles auraient eu un besoin accru d'aide masculine pour s'acquitter de leur tâche parentale. Dans ce scénario donc, la paternité des mâles est assurée par le maintien des périodes d'œstrus et non pas par leur disparition. Par ailleurs, il est à noter que Benshoof et Thornhill limitent leur scénario à l'évolution de la monogamie. Mais leur hypothèse n'est nullement incompatible avec l'existence de la polygynie. Vu la nature indirecte des soins paternels chez l'homme (l'approvisionnement), un mâle aurait en effet pu prendre en charge plus d'une femelle⁶.

Ce scénario nous paraît plus plausible. Il rend compte de la plasticité des rapports sexuels humains et n'est pas nécessairement fondé sur une phase de monogamie. Ni les données ethnographiques contemporaines ni les caractères morphologiques des hominidés (Kinzey 1987) n'appuient d'ailleurs l'hypothèse d'une phase monogame. Par exemple, les australopithèques, *Homo habilis* et *Homo erectus* étaient sexuellement dimorphiques au niveau de la taille du corps, des mâchoires et des dents (Wolpoff 1973, Johanson et White 1979). Or, le dimorphisme sexuel est difficilement compatible avec la monogamie : les espèces de mammifères monogames présentent typiquement peu de dimorphisme sexuel (Clutton-Brock 1984).

Examinons maintenant la supposition selon laquelle les premiers hominidés auraient été caractérisés par un système de reproduction multimâle / multifemelle de type chimpanzé. Chacun des scénarios invoque l'argument phylogénétique postulant que les chimpanzés sont les plus proches parents de l'homme moderne. Pourtant, les données biomoléculaires, chromosomiques et morphologiques ne confirment pas cette affirmation. Il se pourrait que les gorilles et les chimpanzés soient plus proches parents qu'ils ne le sont de l'être humain, ou encore que les gorilles et l'homme soient les plus apparentés (voir les revues critiques de Tanner 1987, Ciochon 1983, Andrews et Cronin 1982). Dans une étude cladistique sur les caractéristiques comportementales des grands singes africains et de l'homme, Wrangham (1987) constate également qu'on ne peut exclure la possibilité que les premiers hominidés aient eu une organisation sociale uni-mâle semblable à celle des gorilles.

⁶ Une critique importante du scénario de Benshoof et Thornhill porte cependant sur leur explication de la disparition des signes extérieurs de l'ovulation. Selon eux, cette disparition aurait évolué en tant que mécanisme permettant aux femelles de tromper leur partenaire. Strassman (1981) s'oppose à cette idée en prétendant que cette infidélité sexuelle aurait réduit la probabilité de paternité au point d'inciter les mâles à abandonner tout soin paternel. Cette critique néglige cependant deux points importants : 1) étant donné la complexité du comportement social et du langage chez les hominidés, les mâles avaient recours à un vaste éventail de vérifications cognitives et de réajustements d'équilibre quant à l'infidélité ; 2) lorsque la promiscuité atteint un degré élevé dans certaines sociétés, les mâles semblent effectivement réagir en retirant leurs soins paternels et en les transférant aux enfants de leurs sœurs (Alexander 1974).

Les auteurs de scénarios invoquent aussi des analogies écologiques pour justifier la supposition selon laquelle la structure sociale des premiers hominidés ressemblait à celle des chimpanzés. Ils font remarquer que chez les primates actuels, et supposément chez les premiers hominidés, un habitat de savane favorise la formation de groupes multi-mâles/multifemelles (Alexander et Noonan 1979, voir aussi Baer et McEachron 1982). Cependant, les plus anciens hominidés (*Australopithecus afarensis*) semblent avoir passé une part considérable de leur temps dans les arbres (caractères morphologiques : Jungers 1982, Sussman, Stern et Jungers 1984, Senut et Tardieu 1985; aspects paléoécologiques : Vrba 1985). En outre, il existe une différence importante entre le chimpanzé et l'australopithèque dans l'épaisseur de l'émail des molaires et la grosseur des dents postérieures (Greenfield 1980, Wolpoff 1980), ce qui suggère fortement des schèmes alimentaires et des niches écologiques différents. Pour ces raisons, il est difficile d'établir des analogies écologiques entre les chimpanzés modernes et les hominidés.

Ainsi, ni les relations phylogénétiques entre les grands singes africains et l'homme ni la paléoécologie des premiers hominidés ne confirment la supposition. Qui plus est, rien ne nous empêche de construire un scénario dans lequel l'ancêtre commun des grands singes africains et des hominidés aurait eu un tout autre système de reproduction, relativement primitif, semblable par exemple à celui des orang-outangs contemporains. Ces derniers sont plutôt solitaires, les femelles adultes occupant chacune une aire vitale restreinte et les mâles habitant des aires plus vastes qui chevauchent celles des femelles. Mâles et femelles ne s'associent que pour s'accoupler. On peut aisément concevoir qu'une telle structure ait pu être à l'origine des systèmes de reproduction à la fois des gorilles, des chimpanzés et des premiers hominidés. De plus les caractères reproductifs des orang-outangs peuvent aisément représenter la condition ancestrale de ces caractères chez les grands singes africains et les hominidés : les femelles orang-outangs n'ont pas d'enflures sexuelles, elles s'accouplent tout au long de leur cycle menstruel et leurs comportements sexuels s'apparentent à ceux de l'être humain (copulation ventro-ventrale, manipulation des organes génitaux de la femelle, longue durée de copulation : (Galdikas 1981, Nadler 1981, Harcourt 1981, Short 1981).

Partant de ce raisonnement, nous pourrions proposer que les premiers hominidés auraient initialement conservé cet ancien système alors que les gorilles et les chimpanzés se spécialisaient dans d'autres directions (enflures sexuelles très discrètes chez les gorilles, prononcées chez les chimpanzés). Cette hypothèse a l'avantage de ne pas nécessiter une explication pour la perte des enflures sexuelles (par exemple : Tanner et Zihlman 1976, Manson 1986). En outre, ce scénario concurrent ne contredit pas les données paléontologiques actuelles. À ce jour, l'ancêtre le plus probable des hominidés et des grands singes africains semble avoir été l'un des sivapithèques/ramipithèques (Wolpoff 1982). Or, l'orang-outang semble aussi descendre de l'un des sivapithèques (Andrews et Cronin 1982). Il se pourrait donc que l'orang-outang moderne, à la manière d'un « fossile vivant », ait tout simplement conservé le même système de reproduction que l'ancêtre commun des grands singes africains et des hominidés. Selon ce scénario, la transition vers *Homo habilis/erectus* se serait donc faite sans passer par une phase d'organisation sociale semblable à celle du chimpanzé.

Conclusion

Notre revue des soins paternels chez les primates révèle qu'au sein des espèces multi-mâles et unimâles, l'effort reproductif masculin se limite, dans la grande majorité des cas, à une stratégie d'accouplement multiple et une quasi-absence de soins paternels.

Chez les espèces monogames ou monogames/polyandres, des conditions écologiques particulières ont amené les mâles à s'associer à une seule femelle. Dans une telle situation, l'assurance de paternité est élevée et les mâles peuvent, chez plusieurs de ces espèces, augmenter leur succès reproductif par l'octroi de soins paternels directs et intensifs.

À la différence de tous les autres primates mâles, l'homme semble avoir établi un équilibre entre soins paternels et effort copulatoire. Il conserve sa tendance fondamentale de mammifère à la polygynie, mais il augmente son succès reproductif par l'octroi de soins paternels, surtout indirects.

Un genre récent de scénario de l'hominisation se penche sur l'évolution du comportement et du système de reproduction en particulier. Ces scénarios partagent un certain nombre d'éléments : 1) les premiers hominidés seraient passés par une phase d'organisation sociale de type chimpanzé ; 2) ce système multimâle/multifemelle aurait à son tour engendré un système monogame ; 3) l'avènement des soins paternels aurait joué un rôle clé dans cette transformation. Ces scénarios diffèrent toutefois dans l'explication qu'ils donnent de la transition vers la monogamie. Selon la majorité d'entre eux, la dissimulation de l'ovulation aurait d'abord été sélectionnée chez les femelles, ce qui aurait « forcé » les mâles à s'associer à elles pour s'assurer de leur paternité. Une minorité d'auteurs proposent, au contraire, que le maintien d'une ovulation manifeste aurait garanti la certitude de paternité et conduit à la monogamie. La dissimulation de l'ovulation serait apparue plus tard, pour une autre raison.

Si nous supposons que les premiers hominidés avaient une structure sociale de type chimpanzé, le point de vue minoritaire apparaît le plus plausible. Cependant, cette supposition initiale doit être remise en question car on ne dispose d'aucune preuve paléontologique ou primatologique solide nous permettant de croire que les premiers hominidés avaient une organisation sociale de ce type. Il se peut que d'autres scénarios, à venir, suggèrent que les premiers hominidés ont en fait traversé une phase au cours de laquelle leur organisation sociale était similaire à celle de l'orang-outang (solitaire) ou du gorille (groupes unimâles). De tels scénarios nous conduiront peut-être à des explications plus satisfaisantes que celles dont on dispose aujourd'hui sur l'origine et l'évolution des soins paternels chez les hominidés.

(Texte inédit en anglais traduit par Bernard Chapais, Catherine Lussier et Daniel Pérusse)

RÉFÉRENCES

- ALEXANDER R.D.
1974 « The evolution of Social behavior », *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5: 325-383.
- ALEXANDER R. et K. Noonan
1979 « Concealment of ovulation, parental care, and human social evolution », in N. Chagnon et W. Irons (éds), *Evolutionary Biology and Human Social Behavior: An Anthropological Perspective*. N. Scituate, Mass.: Duxbury Press.
- ALEXANDER R., J. Hoogland, R. Howard, K. Noonan et P. Sherman
1979 « Sexual dimorphism and breeding systems in pinnipeds, ungulates, primates, and humans », in N. Chagnon & W. Irons (éds), *Evolutionary Biology and Human Social Behavior: An Anthropological Perspective*. Scituate, Mass.: Duxbury Press.
- ANDREWS P. et J. Cronin
1982 « The relationship of *Sivapithecus* and *Ramapithecus* and the evolution of the orang-utan », *Nature (London)*, 297: 541-546.

BADRIAN A. et N. Badrian

- 1984 « Social organization of *Pan paniscus* in the Lomako Forest Zaire », in R. Susman (éd.), *The Pygmy Chimpanzee: Evolutionary Biology and Behavior*. New York: Plenum Press.

BAER D. et D. McEachron

- 1982 « A review of selected sociobiological principles: Application to hominid evolution. 1. The development of group social structure », *Journal of Social and Biological Structures*, 5: 69-90.

BENSHOOF L. et R. Thornhill

- 1979 « The evolution of monogamy and concealed ovulation in humans », *Journal of Social and Biological Structures*, 2: 95-106.

BINFORD L.

- 1985 « Human ancestors: Changing views of their behavior », *Journal of Anthropological Archeology*, 4: 292-327.

BLUMENSCHINE R.

- 1987 « Characteristics of an early hominid scavenging niche », *Current Anthropology*, 28, 4: 383-407.

BROMAGE T.

- 1987 « The biological and chronological maturation of early hominids », *Journal of Human Evolution*, 16: 257-272.

BURLEY N.

- 1979 « The evolution of concealed ovulation », *American Naturalist*, 114: 835-858.

CIOCHON R.

- 1983 « Hominoid cladistics and the ancestry of modern apes and humans: A summary statement », in R. Ciochon et R. Currucinci (éds), *New Interpretations of Ape and Human Ancestry*. New York: Plenum Press.

CLUTTON-BROCK T.

- 1984 « Size, sexual dimorphism, and polygyny in primates », in M. Jungers (éd.), *Size and Scaling in Primate Biology*. New York: Plenum Press.

CORDS M.

- 1987 « Forest guenons and patas monkeys: Male-male competition in one-male groups », in B. Smuts et al. (éds), *Primate Societies*. Chicago: University of Chicago Press.

DALY M. et M. Wilson

- 1983 *Sex, Evolution and Behavior* (2e édition). Belmont, California: Wadsworth Publishing Company.

DEAG J.

- 1974 *A Study of the Social Behavior and Ecology of the Wild Barbary Macaque, Macaca Sylvanus L.* Thèse de doctorat: Bristol University.

FLINN M.V. et B. Low

- 1986 « Resource distribution, social competition, and mating patterns in human societies », in D. Rubenstein et R. Wrangham (éds), *Ecological Aspects of Social Evolution: Birds and Mammals*. Princeton: Princeton University Press.

FORD C. et F. Beach

- 1952 *Patterns of Sexual Behavior*. New York: Harper and Row.

GALDIKAS B.

- 1981 « Orangutan reproduction in the wild », in C. Graham (éd.), *Reproductive Biology of the Great Apes*. New York: Academic Press.

GOLDIZEN A.

- 1987 « Tamarins and marmosets: Communal care of offspring », in B. Smuts et al. (éds), *Primate Societies*. Chicago: University of Chicago Press.

GREENFIELD L.

- 1980 « A late divergence hypothesis », *American Journal of Physical Anthropology*, 52: 351-365.

GRINE F.

- 1981 « Trophic differences between 'gracile' and 'robust' australopithecines: A scanning electron microscope analysis of occlusal events », *South African Journal of Science*, 77: 203-230.

HARCOURT A.

- 1981 « Intermale competition and reproductive behavior of the great apes », in C. Graham (éd.), *Reproductive Biology of the Great Apes*. New York: Academic Press.

HERSHKOVITZ P.

- 1977 *Living New World Monkeys (Platyrrhini) vol. 1*. Chicago: University of Chicago Press.

- ISAAC G. et D. Crader
1981 « To what extent were early hominids carnivorous? », in R. Harding et G. Teleki (éds), *Omnivorous Primates*. New York: Columbia University Press.
- JOHANSON D. et M. Edey
1981 *Lucy: The Beginnings of Humankind*. New York: Werner.
- JOHANSON D. et T. White
1979 « A systematic assessment of early African hominids », *Science*, 203: 321-330.
- JUNGERS W.
1982 « Lucy's limbs: Skeletal allometry and locomotion in *Australopithecus afarensis* », *Nature (London)*, 297: 676-678.
- KANO T.
1980 « Social behavior of wild pygmy chimpanzees (*Pan paniscus*) of Wamba: a preliminary report », *Journal of Human Evolution*, 9: 243-260.
1982 « The social group of pygmy chimpanzees (*Pan paniscus*) of Wamba », *Primates*, 23: 453-457.
- KINZEY W.
1987 « A primate model for human mating systems », in W. Kinzey (éd.), *The Evolution of Human Behavior*. Albany, New York: State University of New York Press.
- KLEIMAN D. et J. Eisenberg
1973 « Comparisons of canid and felid social systems from an evolutionary perspective », *Animal Behaviour*, 21: 637-659.
- KLEIMAN D. et J. Malcolm
1981 « The evolution of parental investment in mammals », in D. Guberniks et P. Klopfer (éds), *Parental Care in Mammals*. New York: Plenum Press.
- KUESTER J. et A. Paul
1986 « Male-infant relationships in semi-free ranging Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) of Afenberg, Salem, FRG-Testing the male care hypothesis », *American Journal of Primatology*, 10: 315-327.
- KURLAND J. et S. Gaulin
1984 « The evolution of male parental investment: Effects of genetic relatedness and feeding ecology on the allocation of reproductive effort », in D. Taub (éd.), *Primate Paternalism*. New York: Van Nostrand.
- LAMB M., J. Pleck et E. Charnov
1985 « Paternal behavior in humans », *American Zoologist*, 25: 883-894.
- LANCASTER J. et C. Lancaster
1987 « The watershed: Change in parental investment and family-formation strategies in the course of human evolution », in J. Lancaster et al. (éds), *Parenting Across the Life Span*. New York: Aldine de Gruyter.
- LEIGHTON D.
1987 « Gibbons: Territoriality and monogamy », in B. Smuts et al. (éds), *Primate Societies*. Chicago: University of Chicago Press.
- LOVEJOY O.
1981 « The origin of man », *Science*, 211: 341-350.
- MANSON W.
1986 « Sexual cyclicity and concealed ovulation », *Journal of Human Evolution*, 15: 21-30.
- MAYNARD SMITH J.
1974 « Game theory and the evolution of behaviour », *Proceedings of the Royal Society of London*, 205: 475-488.
1977 « Parental investment: A prospective analysis », *Animal Behaviour*, 25: 1-9.
- MEHLMAN P.
1986 *Population ecology of the Barbary macaque (Macaca sylvanus) in the fir forests of the Ghomara, Moroccan Rif mountains*. Thèse de doctorat: University of Toronto.
- MEHLMAN P.
1986 « Ecology of cooperation in canids », in D. Rubenstein et R. Wrangham (éds), *Ecological Aspects of Social Evolution: Birds and Mammals*. Princeton: Princeton University Press.
- MOYNIHAN M.
1976 *The New World Primates*. Princeton: Princeton University Press.
- NADLER R.
1981 « Laboratory research on sexual behavior of the great apes », in C. Graham (éd.), *Reproductive Biology of the Great Apes*. New York: Academic Press.
- PARKERS S.
1987 « A sexual selection model for hominid evolution », *Human Evolution*, 2, 3: 235-253.

REDICAN W.

- 1976 « Adult male-infant interactions in nonhuman primates », in M. Lamb (éd.), *The Role of the Father in Child Development*. New York: John Wiley.

RUTBERG A.

- 1983 « The evolution of monogamy in primates », *Journal of Theoretical Biology*, 104: 93-112.

SENUT B. et C. Tardieu

- 1985 « Functional aspects of Plio-Pleistocene hominid limb bones: Implications for taxonomy and phylogeny », in E. Delson (éd.), *The Hard Evidence*. New York: Alan R. Liss.

SHIPMAN P.

- 1986 « Scavenging or hunting in early hominids: Theoretical framework and tests », *American Anthropologist*, 88: 27-43.

SHORT R.

- 1981 « Sexual selection in man and the great apes », in C. Graham (éd.), *Reproductive Biology of the Great Apes*. New York: Academic Press.

SMITH E. et P. Pfeffer-Smith

- 1984 « Adult male-immature interactions in captive stump-tail macaques (*Macaca arctoides*) », in D. Taub (éd.), *Primate Paternalism*. New York: Van Nostrand Reinhold.

SMITH R.

- 1984 « Human sperm competition », in R. Smith (éd.), *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems*. New York: Academic Press.

SMUTS B.

- 1985 *Sex and Friendship in Baboons*. Hawthorne, New York: Aldine.

STRASSMANN B.

- 1980 « Sexual selection, paternal care, and concealed ovulation in humans », *Ethology and Sociobiology*, 2: 21-40.

STRUM S.

- 1981 « Processes and products of change: Baboon predatory behavior at Gilgil, Kenya », in R. Harding et G. Teleki (éds), *Omnivorous Primates: Gathering and Hunting in Human Evolution*. New York: Columbia University Press.
- 1984 « Why males use infants », in D. Taub (éd.), *Primate Paternalism*. New York: Van Nostrand Reinhold.

SUSSMAN R. et W. Kinzey

- 1984 « The ecological role of the Callithricidae: A review », *American Journal of Physical Anthropology*, 64: 419-449.

SUSSMAN R., J. Stern et W. Jungers

- 1984 « Arboreality and bipedality in the Hadar hominids », *Folia primatologica*, 43: 113-156.

SYMONS D.

- 1979 *The Evolution of Human Sexuality*. New York: Oxford University Press.

TANNER N.

- 1987 « The chimpanzee model revisited and the gathering hypothesis », in W. Kinzey (éd.), *The Evolution of Human Behavior*. Albany, New York: State University of New York Press.

TANNER N. et A. Zihlman

- 1976 « Women in evolution. Part I: Innovation and selection in human origins », *Signs: J. Women Cult. Soc.* 1, 3: 585-608.

TAUB D.

- 1978 *Aspects of the Biology of the Wild Barbary Macaque (Primates, Cercopithecinae, Macaca sylvanus L. 1758): Biogeography, the Mating System, and Male-Infant Associations*. Thèse de doctorat: University of California, Davis.
- 1980 « Testing the 'agonistic buffering' hypothesis, 1: The dynamics of participation in the triadic interaction », *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 6: 187-197.

TELEKI G.

- 1973 *The Predatory Behavior of Chimpanzees*. Lewisburg, Pa.: Bucknell Press.

TERBORGH J. et W. Goldizen

- 1985 « On the mating system of the cooperatively breeding saddlebacked tamarin (*Saguinus fuscicollis*) », *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 16: 293-299.

TOOBY D. et I. DeVore

- 1987 « The strategic model », in W. Kinzey (éd.), *The Evolution of Human Behavior*. Albany, New York: State University of New York Press.

TRIVERS R.

- 1972 « Parental investment and sexual selection », in B. Campbell (éd.), *Sexual Selection and the Descent of Man 1871-1971*. Chicago: Aldine.

- VAN DEN BERGHE P.
1979 *Human Family Systems*. New York: Elsevier.
- VAN SCHAIK C. et J. Van Hoof
1983 « On the ultimate causes of primate social systems », *Behaviour*, 85: 91-117.
- VRBA E.
1985 « Ecological and adaptive changes associated with early hominid evolution », in E. Delson (éd.), *The Hard Evidence*. New York: Alan R. Liss.
- WEST M. et M. Konner
1976 « The role of the father », in M. Lamb (éd.), *The Role of the Father in Child Development*. New York: Plenum Press.
- WHITTEN P.
1987 « Infants and adult males », in B. Smuts et al. (éds), *Primate Societies*. Chicago: University of Chicago Press.
- WITTENBERGER J. et R. Tilson
1980 « The evolution of monogamy: Hypotheses and evidence », *Annual Review of Ecology and Systematics*, 197-222.
- WILLIAMS G.
1966 *Adaptation and Natural Selection*. Princeton: Princeton University Press.
- WOLFHEIM J.
1983 *Primates of the World: Distribution, Abundance, and Conservation*. Seattle: University of Washington Press.
- WOLPOFF M.
1973 « Posterior tooth size, body size, and diet in the South African gracile australopithecines », *American Journal of Physical Anthropology*, 39: 375-394.
1980 *Paleoanthropology*. New York: Knopf.
1982 « *Ramapithecus* and origins », *Current Anthropology*, 23: 501-510.
- WRANGHAM R.
1987 « The significance of African apes for reconstructing human social evolution », in W. Kinzey (éd.), *The Evolution of Human Behavior*. Albany, New York: State University of New York Press.
- WRIGHT P.
1984 « Biparental care in *Aotus trivirgatus* and *Callicebus moloch* », in M. Small (éd.), *Female Primates: Studies by Women Primatologists*. New York: Alan R. Liss.

RÉSUMÉ / ABSTRACT

L'évolution des soins paternels chez les primates et les hominidés

Dans cet article, nous nous penchons sur l'évolution de l'une des caractéristiques comportementales les plus remarquables de l'espèce humaine : la participation du mâle aux soins parentaux. Dans un premier temps, nous passons en revue le phénomène des soins paternels chez les primates, afin d'établir l'arrière-plan de l'évolution de ces soins chez l'être humain. Nous examinons ensuite divers scénarios de l'hominisation qui s'intéressent explicitement à l'évolution des soins paternels. Nous tentons d'en faire ressortir les points communs ainsi que les faiblesses et nous suggérons certaines avenues pour la recherche future.

The Evolution of Paternal Care in Primates and Hominids

In this paper, I examine one of the most intriguing behavioural trait of the human species: the participation of the male to parental care. First, I briefly review the existence of paternal care in non-human primates in order to shed some light on the phylogenetic background of this behaviour in *Homo sapiens*. I then consider some of the recent scenarios of hominization that explicitly incorporate the evolution of paternal care in their schemes. The common elements and respective weaknesses of those scenarios are stressed, and future lines of research are suggested.

Patrick Mehlman
Département d'anthropologie
Université de Montréal
C.P. 6128, succ. A
Montréal (Québec)
Canada H3C 3J7